

REVIEW ARTICLES

ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ

ВИДОВОЙ СОСТАВ И ОСОБЕННОСТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ
ЗЕЛЕННЫХ ЛЯГУШЕК (*PELOPHYLAX ESCULENTUS* COMPLEX)
НА ОСОБО ОХРАНЯЕМЫХ ПРИРОДНЫХ ТЕРРИТОРИЯХ
СРЕДНЕГО ПОВОЛЖЬЯ (РОССИЯ)

А. И. Файзулин¹, Р. И. Замалетдинов², С. Н. Литвинчук³, Ю. М. Розанов³, Л. Я. Боркин⁴,
О. А. Ермаков⁵, А. Б. Ручин⁶, Г. А. Лада⁷, А. О. Свинин⁸, И. В. Башинский⁹, И. В. Чихляев¹

¹Институт экологии Волжского бассейна РАН, Россия

e-mail: alexandr-faizulin@yandex.ru

²Казанский (Приволжский) федеральный университет, Россия

e-mail: i.ricinus@rambler.ru

³Институт цитологии РАН, Россия

e-mail: litvinchukspartak@yandex.ru

⁴Зоологический институт РАН, Россия

e-mail: leo.borkin@zin.ru

⁵Пензенский государственный университет, Россия

e-mail: oaermakov@list.ru

⁶Объединенная дирекция Мордовского государственного природного заповедника
имени П.Г. Смидовича и национального парка «Смольный», Россия

e-mail: sasha_ruchin@rambler.ru

⁷Тамбовский государственный университет имени Г.Р. Державина, Россия

e-mail: esculenta@mail.ru

⁸Марийский государственный университет, Россия

e-mail: ranaesc@gmail.com

⁹Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН, Россия

e-mail: ivbash@mail.ru

Поступила в редакцию: 03.07.2018

Для особо охраняемых природных территорий (ООПТ) отмечается высокий уровень биологического разнообразия, в том числе и у земноводных. Большой интерес вызывает группа европейских зеленых лягушек, характеризующаяся уникальным характером генетического и экологического взаимодействия в процессе гибридогенного воспроизводства. Приведены результаты исследований 2000–2018 гг. в пяти заповедниках (Мордовский, Присурский, Жигулевский, Волжско-Камский, Приволжская лесостепь) и четырех национальных парках (Смольный, Самарская Лука, Чаваш Вармане, Бузулукский бор). Изучаемые заповедники и национальные парки расположены в зоне перекрывания ареалов прудовой (*Pelophylax lessonae*) и озерной (*P. ridibundus*) лягушек, т.е. в районе потенциального распространения съедобной лягушки (*P. esculentus*), мероклонального гибрида, произошедшего от скрещивания указанных выше двух родительских видов. Выявлено, что озерная лягушка обитает во всех обследованных заповедниках и национальных парках, тогда как прудовая только в семи, а съедобная в пяти ООПТ. При изучении молекулярно-генетической изменчивости были использованы два маркера: для митохондриальной ДНК – фрагмент первой субъединицы гена цитохромоксидазы (COI), а для ядерной ДНК – интрон 1 гена сывороточного альбумина (SAI-1). Установлено, что в Среднем Поволжье у озерной лягушки встречаются митотипы и аллели двух криптических форм – «западной» (*P. ridibundus*) и «восточной» (*P. cf. bedriagae*). На ООПТ у этого вида были выявлены четыре из шести возможных комбинаций гаплотипов и аллелей по митохондриальной и ядерной ДНК, характерных для этих двух форм. Съедобная лягушка, обитающая на ООПТ, представлена только одним генотипом из четырех, обнаруженных в регионе. Популяционные системы зеленых лягушек на ООПТ представлены шестью типами. Здесь преобладают одновидовые популяции, включающие только озерную (n = 16; 41.0%) или прудовую (n = 10; 25.6%) лягушек. Среди смешанных популяционных систем чаще других отмечался тип, в котором представлены все три вида лягушек (n = 6; 15.4%). Реже встречаются системы, состоящие из двух видов: озерная и прудовая лягушки (n = 3; 7.7%), съедобная и прудовая (n = 3; 7.7%), озерная и съедобная (n = 1; 2.6%).

Ключевые слова: *Pelophylax ridibundus*, *Pelophylax lessonae*, *Pelophylax esculentus*, заповедник, национальный парк

Введение

Проблема сохранения биологического разнообразия в настоящее время представляется одной из актуальнейших в сфере охраны природы (Beebee & Griffiths, 2005; Павлов и др., 2009). Наибольший вклад в его сохранение вносят особо охраняемые природные территории (ООПТ), на которых соблюдается соответствующий природоохранный режим (Margules & Pressey, 2000; Кревер и др., 2009). Высокий уровень биологического разнообразия на ООПТ формирует особый научный интерес к ним исследовательских коллективов. Именно здесь проводятся регулярные мониторинговые исследования. В связи с этим ООПТ представляют собой удобный полигон для изучения процессов формирования естественных природных сообществ и специфики их отдельных компонентов (Гаранин, Даревский, 1987; Blaustein & Kiesecker, 2002).

Европейские зеленые лягушки (*Pelophylax esculentus* complex) на протяжении уже более чем двух с половиной столетий привлекают пристальное внимание зоологов в первую очередь в связи с их таксономией и особенностями видообразования. Особый интерес к ним появился после открытия Лешеком Бергером (Berger, 1968; Бергер, 1976) гибридогенной формы, которая первоначально была описана с территории Германии (Нюрнберг) как обычный вид – *Rana esculenta* Linnaeus, 1758. Исследования этого польского зоолога послужили толчком для нового изучения зеленых лягушек на территории бывшего Советского Союза, в том числе с применением цитогенетических и молекулярных методов (Borkin et al., 1979, 1986; Vinogradov et al., 1990; Borkin, 2016).

Причиной особого интереса к видам, составляющим комплекс *P. esculentus*, без сомнения, является уникальный характер их генетического и экологического взаимодействия в процессе гибридогенного воспроизводства, как во времени, так и в пространстве, что достаточно подробно описано в литературе (Боркин и др., 1987; Günther, 1990; Лада, 1995; Plötner, 2005; Hotz et al., 2008; Pruvost et al., 2013; Dedukh et al., 2015; Hoffmann et al., 2015).

На протяжении последних десятилетий изучению данной группы на территории Поволжья посвящено значительное число публикаций (Александровская, 1976; Borkin et al., 1979; Okulova et al., 1997; Борисовский и др.,

2000, 2001; Боркин и др., 2003; Замалетдинов и др., 2005, 2015; Ручин и др., 2005а,б, 2010; Закс и др., 2013; Свинин и др., 2013, 2015; Ермаков и др., 2014; Файзулин и др., 2017). Большая их часть посвящена особенностям распространения видов и составу популяционных систем.

В настоящее время общепринято, что в пределах Волжского бассейна обитает три вида зеленых лягушек: озерная, *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771), прудовая, *P. lessonae* (Camerano, 1882), а также съедобная, *P. esculentus* (Linnaeus, 1758). Первые два – это обычные «менделевские» виды, в то время как съедобная лягушка имеет гибридное происхождение и является полуклональным или точнее мероклональным (Vinogradov et al., 1990) гибридом, произошедшим от скрещивания указанных выше двух родительских видов.

Дальнейшие исследования, проведенные с использованием цитометрических и молекулярно-генетических методов, показали, что *P. esculentus* представляет собой сложную совокупность линий, различающихся по способу воспроизводства (популяционные системы), ploидности, комбинации различных типов ядерного и митохондриального геномов (Замалетдинов и др., 2015; Свинин и др., 2015; Biriuk et al., 2016; Файзулин и др., 2017; Doležálová-Kaštánková et al., 2018). Почти весь ареал *P. esculentus* приходится на зону перекрывания ареалов родительских видов (Borkin et al., 1979; Lada et al., 1995; Боркин и др., 2003; Кузьмин, 2012).

Тем не менее гибридогенная съедобная лягушка обитает и вне зоны симпатрии (синтопии) *P. ridibundus* и *P. lessonae* (Цауне, Боркин, 1993; Борисовский и др., 2001; Файзулин и др., 2017), а также может образовывать самостоятельные популяции без их участия. Более того, судя по палеонтологическим данным (Böhme & Günther, 1979; Günther, 1990), *P. esculentus* существует тысячи, если не более, лет, и встречаемость ее костных останков в голоцене северной Германии превышает таковую для родительских видов. Поэтому большинство герпетологов признает *P. esculentus* в качестве самостоятельного вида (Боркин, Даревский, 1987; Ананьева и др., 1998; Писанец, 2007; Кузьмин, 2012). С учетом генетических особенностей было предложено относить *P. esculentus* и другие подобного рода таксоны гибридного проис-

хождения к особой категории «клептон» (Du-bois & Günther, 1982; Günther, 1990).

В полевых условиях, а также при работе с музейными экземплярами комплекса *P. esculentus* надежная видовая идентификация на уровне каждой особи может быть проблематичной. В целом между видами существуют более или менее четкие морфологические различия (Борисовский и др., 2000; Писанец, 2007), включая остеологические признаки (Böhme & Günther, 1979; Günther, 1990). Однако пропорции тела (индексы) у этих видов могут перекрываться, особенно у гибридных особей с триплоидным набором хромосом. Поэтому в ряде случаев точность видовой идентификации при использовании только морфометрических показателей вызывает сомнение, так как она не всегда подтверждается более точными методами, такими, например, как проточная ДНК-цитометрия (Боркин и др., 1987).

Таксономический состав зеленых лягушек на ООПТ Волжского бассейна ранее неоднократно приводился в различных сводках по земноводным (Боркин, Кревер, 1987; Кузьмин, 1999; Кривошеев, Файзулин, 2004; Лада, 2009). На территории Среднего Поволжья отдельные исследования были проведены в следующих заповедниках: Волжско-Камском (Гаранин, 1983; Корчагина, Гаранин, 1996; Garanin, 2000;

Галеева и др., 2002), Жигулевском (Бакиев и др., 2003), Мордовском (Ручин, Рыжов, 2006), Приволжская лесостепь (Ермаков и др., 2013) и Присурском (Файзулин, Чихляев, 2015), а также в национальных парках Самарская Лука (Бакиев, Файзулин, 2002), Смольный (Ручин и др., 2005а,б; Ручин, Рыжов, 2006) и Чаваш Вармане (Ручин и др., 2010; Закс и др., 2011; Файзулин, Чихляев, 2015).

Как правило, в этих работах для идентификации видов зеленых лягушек использовались особенности окраски и морфометрические признаки. Поэтому полученные ранее сведения требуют анализа новых данных, основанных на более точных цитометрических (Боркин и др., 1987, 2003) и молекулярно-генетических (Ермаков и др., 2013, 2014; Замалетдинов и др., 2015) методах.

Настоящая статья представляет собой обобщение результатов наших многолетних исследований популяционных систем зеленых лягушек, обитающих на ООПТ (в заповедниках и национальных парках) Среднего Поволжья.

Материал и методы

Исследование проведено на территории как самих ООПТ, так и сопредельных территорий. Материал собран в 39 пунктах пяти заповедников и четырех национальных парков (рис.).

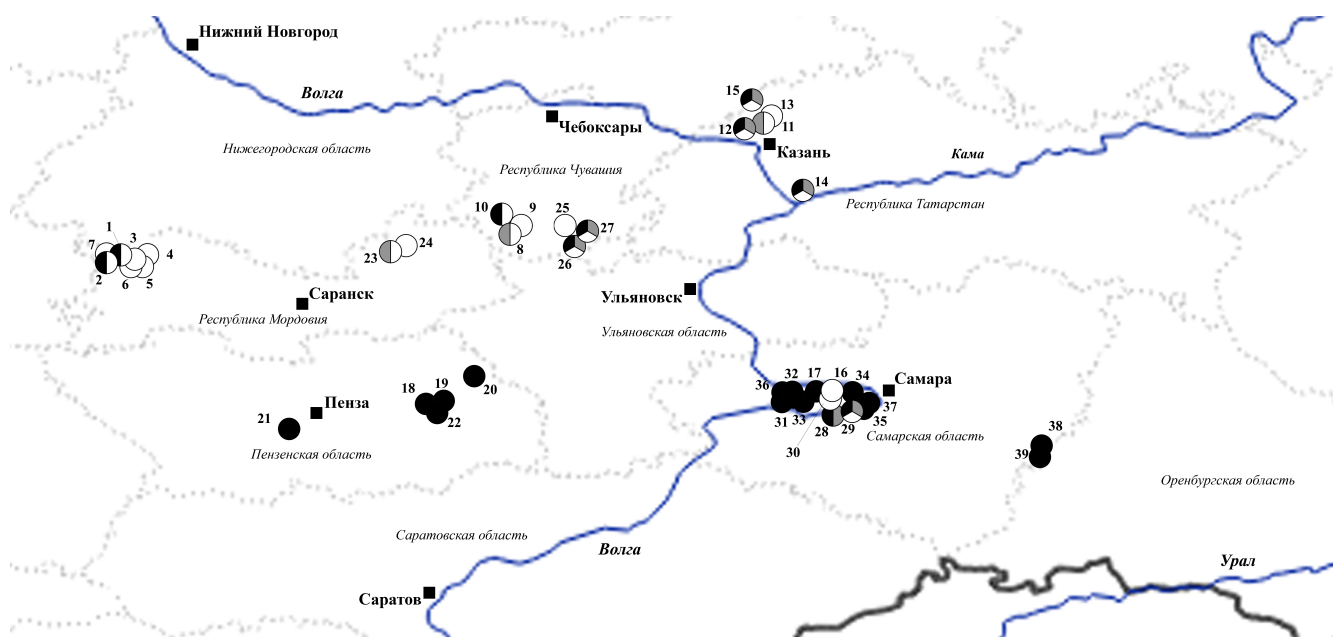


Рис. Видовой состав зеленых лягушек в исследованных заповедниках и национальных парках Среднего Поволжья. Черные кружки – *Pelophylax ridibundus*, белые – *P. lessonae*, серые – *P. esculentus*. Список названий географических пунктов и их координаты приведены в Приложении.

Fig. Species composition of green frogs in studied state nature reserves and national parks of the Middle Volga Region. Black circles – *Pelophylax ridibundus*, white – *P. lessonae*, and gray – *P. esculentus*. Names of localities and their coordinates are listed in the Appendix.

Видовая принадлежность зеленых лягушек была определена по морфологическим признакам (в том числе по промерам и особенностям окраски тела) и с использованием молекулярно-генетического или ДНК-цитометрического методов (табл. 1). В Поволжье нами пока были достоверно обнаружены только диплоидные особи *P. esculentus* (Борисовский и др., 2000, 2001; Pestov et al., 2000; Borkin et al., 2002; Замалетдинов и др., 2005; Свинин и др., 2015), что позволило нам использовать морфометрические признаки для идентификации всех трех видов зеленых лягушек (Борисовский и др., 2000; Писанец, 2007). Для этого были использованы экземпляры, хранящиеся в коллекциях Зоологического института РАН (ЗИН; Санкт-Петербург) и Института экологии Волжского бассейна РАН (ИЭВБ; Тольятти).

Цитометрический анализ особей проводился с применением проточной ДНК-цитометрии (Институт цитологии РАН, Санкт-Петербург) по описанной ранее методике (Vinogradov et al., 1990).

Молекулярно-генетический анализ проведен в лаборатории молекулярной экологии и систематики животных при кафедре зоологии и экологии Пензенского государственного университета по ранее описанной методике (Hauswaldt et al., 2012) с изменениями (Закс и др., 2013; Ермаков и др., 2014). Использовались два молекулярно-генетических маркера: для митохондриальной ДНК (мтДНК) – фрагмент первой субъединицы гена цитохромоксидазы (COI), для ядерной ДНК (ядНК)

– интрон 1 гена сывороточного альбумина (SAI-1). Принадлежность гаплотипов мтДНК и аллелей яДНК к «западной» (= европейской *P. ridibundus*) или «восточной» (= азиатской *P. cf. bedriagae* (Camerano, 1882); по Plötner et al., 2001) формам устанавливалась по ранее опубликованной методике (Ермаков и др., 2013; Закс и др., 2013). Далее в тексте генетическое участие этих форм обозначается инициалами их видовых эпитетов: R для *P. ridibundus* и B для *P. cf. bedriagae*, тогда как буква L маркирует генотип *P. lessonae*.

Результаты и обсуждение

Морфологические признаки. По морфологическим (морфометрическим и по окраске тела) признакам озерная лягушка была обнаружена в восьми обследованных ООПТ, прудовая – в семи, а съедобная – в пяти (рис.).

Все три вида зеленых лягушек отмечены в районе Присурского, Волжско-Камского заповедников и национальных парков Чаваш Вармане и Самарская Лука. При этом оба родительских вида отмечены также в Мордовском и Жигулевском заповедниках, а прудовая и съедобная лягушки – в национальном парке Смольный (табл. 2).

Прудовая лягушка, по-видимому, больше не встречается на территории национального парка Бузулукский бор, где ранее она отмечалась в пойме р. Самара (Бакиев, Файзулин, 2002). Следует заметить, что этот вид, вероятно, исчез и в 60 км ниже по течению р. Самара в Красносамарском лесном массиве (наши данные, 2011 г.).

Таблица 1. Методы идентификации зеленых лягушек

Table 1. Methods of identification and characteristics of green frogs

ООПТ	Морфологические признаки		ДНК-цитометрия		Молекулярно-генетический	
	число пунктов	число экз.	число пунктов	число экз.	число пунктов	число экз.
Заповедники						
Мордовский	7	82	2	5	3	6
Присурский	3	99	3	35	1	5
Волжско-Камский	5	76	4	24	3	26
Жигулевский	2	18	1	6	0	0
Приволжская лесостепь	5	94	2	16	2	21
Национальные парки						
Смольный	2	7	2	7	1	1
Чаваш Вармане	3	42	3	17	2	6
Самарская Лука	10	307	7	86	1	5
Бузулукский бор	2	20	1	1	1	5
Всего	39	745	25	197	14	75

Таблица 2. Соотношение видов зеленых лягушек, определенных по морфологическим признакам, на ООПТ Среднего Поволжья (n – число изученных особей)**Table 2.** Ratio of green frog species determined by using morphological characters in Protected Areas of the Middle Volga Region (n – number of studied specimens)

ООПТ	<i>Pelophylax lessonae</i>		<i>Pelophylax esculentus</i>		<i>Pelophylax ridibundus</i>	
	n	%	n	%	n	%
Заповедники						
Мордовский	81	98.8	0	0	1	1.2
Присурский	48	48.5	1	1.0	50	50.5
Волжско-Камский	37	48.7	20	26.3	19	25.0
Жигулевский	16	88.9	0	0	2	11.1
Приволжская лесостепь	0	0	0	0	94	100
Национальные парки						
Смольный	6	85.7	1	14.3	0*	0
Чаваш Вармане	20	47.6	4	9.5	18	42.9
Самарская Лука	42	13.7	5	1.6	260	84.7
Бузулукский бор	0	0	0	0	20	100
Всего	250	33.6	31	4.2	464	62.3

Примечание: * – отдельные самцы *Pelophylax ridibundus* зарегистрированы по брачным крикам.

Съедобная лягушка не обнаружена в Жигулевском заповеднике, где предполагалась ранее (Кузьмин, 1999; Бакиев и др., 2003). Вероятно, это связано с тем, что здесь отсутствуют пойменные территории, где обычно обитает *P. esculentus*. Единственный участок, где отмечались в разное время и прудовая, и озерная лягушки (Garanin, 2000; Бакиев и др., 2003), это островные территории заповедника (острова Середыш и Шалыга). На «материковой» части Жигулевского заповедника озерная лягушка населяет низины (30 м н.у.м.) по берегу Волги (Файзулин, 2009), а в прудах на плато (около 200 м н.у.м.) попадает только прудовая лягушка (рис.; пункт 16). В национальном парке Самарская Лука в центральной части плато Жигулевских гор (рис.; пункт 26) также была зарегистрирована только прудовая лягушка (Файзулин и др., 2013).

Съедобная лягушка не обнаружена на территории Мордовского заповедника, где численно преобладает прудовая лягушка (кордоны Инорский, Дрожденовский и Жегаловский, пруды в пос. Русское Караево и пос. Сосновка, а также озера поймы р. Мокша). Единичные особи озерной лягушки отмечены нами только в озере Инорки (рис.; пункт 2).

Правильность идентификации съедобной лягушки по морфологическим признакам в Присурском и Волжско-Камском заповедниках, а также в национальных парках Смольный, Чаваш Вармане и Самарская Лука подтверждена при помощи молекулярно-генетических и цитометрических методов.

Проточная ДНК-цитометрия. Изучение количества ядерной ДНК (размер генома) показало следующие различия между тремя видами зеленых лягушек (табл. 3). Наименьшие значения были обнаружены у прудовой лягушки (13.59–13.97 пг), наибольшие у озерной (15.97–16.48 пг), тогда как гибридогенная съедобная лягушка продемонстрировала промежуточные значения (14.78–15.23 пг).

Проведенная нами ДНК-цитометрия подтвердила наличие *P. esculentus* в двух заповедниках (Присурский и Волжско-Камский) и трех национальных парках (Смольный, Чаваш Вармане и Самарская Лука) Среднего Поволжья (табл. 3). Следует отметить, что последний пункт находится на юго-восточной границе ареала этого вида.

Молекулярно-генетический анализ. С использованием молекулярно-генетических методов съедобная лягушка идентифицирована в Волжско-Камском заповеднике и национальных парках Смольный и Чаваш Вармане (табл. 4). Диплоидный гибридный генотип съедобной лягушки (L-LR тип) в районе исследования формируется за счет митохондриальной ДНК прудовой лягушки, а в ядерном геноме за счет сочетания аллелей прудовой и озерной («западной» формы) лягушек.

Все изученные особи прудовой лягушки имели видоспецифичный генотип (L-LL тип). Среди особей озерной лягушки преобладали генотипы R-RR (38.5%) и B-RR (46.2%), а генотипы B-RB (7.7%) и R-RB (7.7%) были редки.

Таблица 3. Изменчивость количества ядерной ДНК у видов зеленых лягушек на ООПТ Среднего Поволжья (n – число изученных особей)**Table 3.** Variability of the nuclear DNA content in various green frog species in Protected Areas of the Middle Volga Region (n – number of studied specimens)

ООПТ	Количество ядерной ДНК (пг)			
	Вид	n	среднее $\pm \sigma$	Размах
Заповедники				
Мордовский	<i>Pelophylax lessonae</i>	5	13.79 \pm 0.07	13.73–13.82
Присурский	<i>Pelophylax lessonae</i>	25	13.89 \pm 0.32	13.82–13.97
	<i>Pelophylax esculentus</i>	1	15.07	–
	<i>Pelophylax ridibundus</i>	9	16.28 \pm 0.33	16.14–16.47
Волжско-Камский	<i>Pelophylax lessonae</i>	9	13.84 \pm 0.25	13.73–13.94
	<i>Pelophylax esculentus</i>	5	14.90 \pm 0.20	14.78–15.04
	<i>Pelophylax ridibundus</i>	10	16.10 \pm 0.26	15.98–16.23
Жигулевский	<i>Pelophylax lessonae</i>	6	13.72 \pm 0.08	13.66–13.75
Приволжская лесостепь	<i>Pelophylax ridibundus</i>	16	16.32 \pm 0.26	16.21–16.48
Национальные парки				
Смольный	<i>Pelophylax lessonae</i>	6	13.67 \pm 0.05	13.59–13.72
	<i>Pelophylax esculentus</i>	1	14.87	–
Чаваш Вармане	<i>Pelophylax lessonae</i>	6	13.84 \pm 0.07	13.76–13.85
	<i>Pelophylax esculentus</i>	5	15.13 \pm 0.24	15.03–15.23
	<i>Pelophylax ridibundus</i>	6	16.26 \pm 0.23	16.18–16.42
Самарская Лука	<i>Pelophylax lessonae</i>	11	13.78 \pm 0.27	13.65–13.89
	<i>Pelophylax esculentus</i>	4	15.04 \pm 0.01	15.04–15.04
	<i>Pelophylax ridibundus</i>	71	16.22 \pm 0.32	15.97–16.43
Бузулукский бор	<i>Pelophylax ridibundus</i>	1	16.45	–

Состав генотипов у съедобной лягушки за пределами ООПТ в Среднем Поволжье достигал 4 вариантов: R-RL, L-RL, B-RL и B-BL (Замалетдинов и др., 2015; Иванов и др., 2016; Файзулин и др., 2017), что резко отличается от числа генотипов, отмеченных на территории самих ООПТ, где обнаружен только генотип L-RL (табл. 4).

Для озерной лягушки в Среднем Поволжье выявлены все шесть возможных комбинаций генетических маркеров мт- и яДНК двух форм: B-BB, B-RB, B-RR, R-BB, R-RB, R-RR (Закс и др., 2013; Ермаков и др., 2014; Замалетдинов и др., 2015), однако генотипы R-BB и B-BB редки и известны по единичным находкам. В изученных нами ООПТ выявлены четыре генотипа (табл. 4), широко распространенные у озерных лягушек в Среднем Поволжье. Оставшиеся два редких генотипа не обнаружены.

Таким образом, на территории ООПТ, как у съедобной, так и у озерной лягушек отмечена меньшая доля аллелей «восточной» формы по сравнению с неохраняемыми участками, где разрешена хозяйственная деятельность человека.

Ранее нами было обнаружено, что «восточная» форма (B) скорее приурочена к антропо-

генным ландшафтам, тогда как «западная» (R) экологически более пластична в условиях естественных местообитаний и заселяет все обследованные пункты (Ермаков и др., 2013, 2014; Замалетдинов и др., 2015; Свинин и др., 2015).

Следует также иметь в виду, что для заповедников и национальных парков характерно сохранение естественных местообитаний. Деятельность же человека трансформирует первоначальные ландшафты и тем самым создает каналы для проникновения видов, склонных обитать в антропогенных условиях. Более того, эта деятельность может приводить к нарушению факторов экологической изоляции между видами, например, между озерной и прудовой лягушками, которые обычно предпочитают различные биотопы (открытые и лесные, соответственно), и способствовать их гибридизации.

Таким образом, в антропогенно-трансформированных ландшафтах возможно обитание обеих генетических форм озерной лягушки, а также большая вероятность гибридизации этого вида с прудовой лягушкой, приводящей к появлению *P. esculentus* с генами обеих форм *P. ridibundus*.

Действительно, по имеющимся у нас данным, в ООПТ в формировании гибридного вида *P. esculentus* участвуют только самки прудовой лягушки и самцы озерной лягушки «западной» формы (R). В противоположность этому, в антропогенных ландшафтах гибридные особи могут появиться при участии, наряду с «западной» фор-

мой, также и самцов и самок «восточной» формы (B) озерной лягушки (Свинин и др., 2015).

Популяционные системы. В обследованных ООПТ Среднего Поволжья нами выявлены шесть типов популяционных систем зеленых лягушек, распределение которых по ООПТ представлено в табл. 5.

Таблица 4. Состав генотипов у зеленых лягушек на ООПТ Среднего Поволжья (n – число изученных особей)

Table 4. Genotypes of green frogs in Protected Areas of the Middle Volga Region (n – number of studied specimens)

ООПТ	Виды	n	мтДНК	яДНК
Заповедники:				
Мордовский	<i>Pelophylax lessonae</i>	6	L	LL
Присурский	<i>Pelophylax ridibundus</i>	2	B	RB
		3	B	RR
Волжско-Камский	<i>Pelophylax lessonae</i>	3	L	LL
	<i>Pelophylax esculentus</i>	12	L	LR
	<i>Pelophylax ridibundus</i>	1	B	RB
		7	R	RR
		3	B	RR
Приволжская лесостепь	<i>Pelophylax ridibundus</i>	13	B	RR
		5	R	RR
		3	R	RB
Национальные парки:				
Смольный	<i>Pelophylax esculentus</i>	1	L	RL
Чаваш Вармане	<i>Pelophylax ridibundus</i>	5	R	RR
	<i>Pelophylax esculentus</i>	1	L	RL
Самарская Лука	<i>Pelophylax ridibundus</i>	3	R	RR
		1	B	RR
		1	R	RB
Бузулукский бор	<i>Pelophylax ridibundus</i>	4	B	RR
		1	B	RB

Примечание: «B» – гаплотипы мтДНК и аллели яДНК «восточной» формы *Pelophylax ridibundus*, «R» – «западной» формы *P. ridibundus*; «L» – *P. lessonae*.

Таблица 5. Типы популяционных систем зеленых лягушек (n – их число) в исследованных заповедниках и национальных парках Среднего Поволжья

Table 5. Types of population systems of green frogs (n – its number) in studied Protected Areas of the Middle Volga Region

ООПТ	Типы популяционных систем					
	R	L	R-L	R-E	L-E	R-E-L
Заповедники						
Мордовский (n = 2)	–	5	2	–	–	–
Присурский (n = 4)	–	1	1	–	1	–
Волжско-Камский (n = 3)	1	–	–	–	1	3
Жигулевский (n = 2)	1	1	–	–	–	–
Приволжская лесостепь (n = 1)	5	–	–	–	–	–
Национальные парки						
Смольный (n = 2)	–	1	–	–	1	–
Чаваш Вармане (n = 2)	–	1	–	–	–	2
Самарская Лука (n = 4)	7	1	–	1	–	1
Бузулукский бор (n = 1)	2	–	–	–	–	–
Всего (%)	16 (41.0)	10 (25.6)	3 (7.7)	1 (2.6)	3 (7.7)	6 (15.4)

Примечание: Обозначение популяционных систем: «R» – *Pelophylax ridibundus*, «L» – *P. lessonae*, «E» – *P. esculentus*.

В районе исследования преобладают (66.7%) так называемые «чистые» популяционные системы с участием только одного из родительских видов: или прудовой (L-система), или озерной (R-система) лягушек. Они отмечены во всех обследованных нами ООПТ, но R-системы встречаются чаще, что, по-видимому, связано с более широким географическим распространением этого вида. «Чистые» одновидовые системы E-типа, т.е. состоящие только из гибридных особей *P. esculentus*, в ООПТ обнаружены не были. По-видимому, они исключительно редки или даже практически отсутствуют в Поволжье (Борисовский и др., 2001; Borkin et al., 2002; Свинин и др., 2013), хотя нередко в более западных районах Европы (Christiansen, 2009; Лада и др., 2011).

Смешанные системы могут быть двух категорий: без участия гибридов (R-L) и с ними (R-E, L-E и R-E-L). Первый тип, включающий только два родительских вида, широко распространен в Волжском бассейне, но, несмотря на это, не является частым (Борисовский и др., 2001; Borkin et al., 2002; Свинин и др., 2013). Отсутствие в таких системах гибридной *P. esculentus* указывает на наличие факторов, препятствующих успешной гибридизации родительских видов, несмотря на их совместное сосуществование во многих местах региона, что получило название «волжского парадокса» (Боркин и др., 2003).

Смешанные системы, состоящие из гибридов и особей только одного из родительских видов, отмечены во многих районах Поволжья и довольно обычны. Однако R-E тип был обнаружен только в одной из девяти обследованных нами ООПТ (Самарская Лука). Можно отметить, что этот тип не был найден в Удмуртии (Борисовский и др., 2001) и Республике Марий-Эл (Свинин и др., 2013). Он более характерен для юга лесостепной зоны Русской равнины (Лада и др., 2011).

Система L-E-типа встречается в трех ООПТ Среднего Поволжья (Присурский и Волжско-Камский заповедники, национальный парк Смольный). Она очень широко распространена в Европе и на Русской равнине в целом немного преобладает над типом R-E (Лада и др., 2011).

Смешанные популяционные системы, включающие все три вида (R-E-L), также отмечены в трех ООПТ (Волжско-Камский заповедник, национальные парки Чаваш Вармане и Самарская Лука). В целом, они обычны на вос-

токе Русской равнины в зоне лесостепи, где попадаются заметно чаще, чем на западе (Borkin et al., 2002; Боркин и др., 2003; Лада и др., 2011; Litvinchuk et al., 2015).

Здесь также надо отметить, что брачные песни единичных самцов озерной лягушки регистрировались нами на территории национального парка Смольный, где, видимо, необходимы дальнейшие исследования таксономического состава и популяционных систем зеленых лягушек.

Состав популяционных систем в изученных ООПТ в целом характерен для Среднего Поволжья (Borkin et al., 2002; Боркин и др., 2003; Ручин, Рыжов, 2006; Файзулин и др., 2013). Любопытно, что суммарная встречаемость смешанных популяционных систем с участием гибридной *P. esculentus*, т.е. R-E, L-E и R-E-L (табл. 5), составляет 25.6%, что несколько выше, чем в целом на Русской равнине – 22.2% (Лада и др., 2011).

Заключение

В результате проведения исследования на территории девяти заповедников и национальных парков Среднего Поволжья выявлены все три вида комплекса зеленых лягушек – *Pelophylax ridibundus*, *P. lessonae* и *P. esculentus*. Идентификация гибридного вида *P. esculentus* проведена по морфологическим признакам и подтверждена цитометрическим и молекулярно-генетическим методами. Изучение митохондриальной и ядерной ДНК показало, что у озерной лягушки в районе исследования встречаются митотипы и аллели двух криптических форм – «западной» (*P. ridibundus*) и «восточной» (*P. cf. bedriagae*). Установлено, что в образовании гибридных особей (*P. esculentus*) на территории заповедников и национальных парков Среднего Поволжья участвуют только особи «западной» формы озерной лягушки.

Несколько более низкое разнообразие типов популяционных систем в ООПТ, по-видимому, связано с расположением особо охраняемых территорий за пределами пойменных участков рек. В ряде случаев, например в Присурском заповеднике, территория поймы р. Сура оказалась вне границ заповедника. Кроме того, южная часть района исследования относится к периферии ареала прудовой и съедобной лягушек (Кузьмин, 2012). По нашему мнению, существенное влияние на состав популяционных систем может оказывать антропогенная транс-

формация местообитаний. В таких местах, как правило, встречается съедобная лягушка (Александровская, 1976; Ручин и др., 2009). Поэтому особый интерес представляют находки съедобной лягушки в ненарушенных или слабонарушенных местообитаниях на территории заповедников и национальных парков.

Благодарности

Авторы благодарны А.Е. Кузовенко (Самара), А.А. Яковлеву (Чебоксары), М.К. Рыжову (Комсомольский, Мордовия), А.В. Павлову (Казань) и А.Г. Бакиеву (Тольятти) за помощь в сборе материала. Исследование проведено при поддержке грантов РФФИ № 14-04-97031 р_поволжье_а, 15-29-02546 и 18-04-00640, а также по теме лаборатории орнитологии и герпетологии ЗИН РАН АААА-А17-117030310017-8.

Литература

- Александровская Т.О. 1976. К систематике зеленых лягушек Московской области // Зоологический журнал. Т. 55(9). С. 1362–1367.
- Ананьева Н.Б., Боркин Л.Я., Даревский И.С., Орлов Н.Л. 1998. Земноводные и пресмыкающиеся. Энциклопедия природы России. М.: АБФ. 576 с.
- Бакиев А.Г., Файзулин А.И. 2002. Материалы к кадастру земноводных и пресмыкающихся Самарской области // Материалы к кадастру амфибий и рептилий бассейна Средней Волги. Н. Новгород: Международный Социально-экологический Союз; Экоцентр «Дронт». С. 97–132.
- Бакиев А.Г., Файзулин А.И., Вехник В.П. 2003. Низшие наземные позвоночные (земноводные и пресмыкающиеся) Жигулевского заповедника // Бюллетень Самарская Лука. №13. С. 238–276.
- Бергер Л. 1976. Является ли прудовая лягушка *Rana esculenta* L. обыкновенным гибридом // Экология. №2. С. 37–43.
- Борисовский А.Г., Боркин Л.Я., Литвинчук С.Н., Розанов Ю.М. 2000. Морфометрическая характеристика зеленых лягушек (комплекс *Rana esculenta*) Удмуртии // Вестник Удмуртского университета. №5. С. 70–75.
- Борисовский А.Г., Боркин Л.Я., Литвинчук С.Н., Розанов Ю.М. 2001. Распространение зеленых лягушек (комплекс *Rana esculenta*) в Удмуртии // Вестник Удмуртского университета. №5. С. 51–63.
- Боркин Л.Я., Виноградов А.Е., Розанов Ю.М., Цауне И.А. 1987. Полуклональное наследование в гибридном комплексе *Rana esculenta*: доказательство методом проточной ДНК-цитометрии // Доклады АН СССР. Т. 295(5). С. 1261–1264.
- Боркин Л.Я., Даревский И.С. 1987. Список амфибий и рептилий фауны СССР // Амфибии и рептилии заповедных территорий: Сборник научных трудов ЦНИЛ Главохоты РСФСР. М.: ЦНИЛ Главохоты РСФСР. С. 128–141.
- Боркин Л.Я., Кревер В.Г. 1987. Охрана амфибий и рептилий в заповедниках РСФСР // Амфибии и рептилии заповедных территорий: Сборник научных трудов ЦНИЛ Главохоты РСФСР. М.: ЦНИЛ Главохоты РСФСР. С. 39–53.
- Боркин Л.Я., Литвинчук С.Н., Розанов Ю.М., Лада Г.А., Ручин А.Б., Файзулин А.И., Замалетдинов Р.И. Гибридогенный комплекс *Rana esculenta*: существует ли «волжский парадокс»? // Третья конференция герпетологов Поволжья: Материалы региональной конференции. Тольятти, 2003. С. 7–12.
- Галеева Д.Н., Гаранин В.И., Замалетдинов Р.И., Павлов А.В. 2002. Материалы к кадастру земноводных и пресмыкающихся Республики Татарстан // Материалы к кадастру амфибий и рептилий бассейна Средней Волги. Н. Новгород: Международный Социально-экологический Союз; Экоцентр «Дронт». С. 186–221.
- Гаранин В.И. 1983. Земноводные и пресмыкающиеся Волжско-Камского края. М.: Наука. 175 с.
- Гаранин В.И., Даревский И.С. 1987. Программа изучения амфибий и рептилий в заповедниках // Амфибии и рептилии заповедных территорий: Сборник научных трудов ЦНИЛ Главохоты РСФСР. М.: ЦНИЛ Главохоты РСФСР. С. 5–8.
- Ермаков О.А., Закс М.М., Титов С.В. 2013. Диагностика и распространение «западной» и «восточной» форм озерной лягушки *Pelophylax ridibundus* s. l. в Пензенской области (по данным анализа гена COI мтДНК) // Вестник Тамбовского государственного университета. Серия: Естественные и технические науки. Т. 18(6). С. 2999–3002.
- Ермаков О.А., Файзулин А.И., Закс М.М., Кайбелева А.И., Зарипова Ф.Ф. 2014. Распространение «западной» и «восточной» форм озерной лягушки *Pelophylax ridibundus* s. l. на территории Самарской и Саратовской областей (по данным анализа митохондриальной и ядерной ДНК) // Известия Самарского научного центра РАН. Т. 16(5-1). С. 409–412.
- Закс М.М., Рыжов М.К., Ермаков О.А. 2011. Съедобная лягушка (*Rana esculenta*, L., 1758) в Чувашии: биоакустические данные // Вопросы герпетологии. С.-Пб: Русская коллекция. С. 93–96.
- Закс М.М., Быстракова Н.В., Ермаков О.А., Титов С.В. 2013. Молекулярно-генетическая и морфологическая характеристика озерных лягушек (*Pelophylax ridibundus*) из Пензенской области // Современная герпетология: проблемы и пути их решения: Материалы докладов Первой международной молодежной конференции герпетологов России и сопредельных стран. С.-Пб. С. 86–89.
- Замалетдинов Р.И., Боркин Л.Я., Литвинчук С.Н., Розанов Ю.М. 2005. О структуре комплекса зеленых лягушек в Раифском участке Волжско-Камского заповедника // Труды Волжско-Камского государственного природного заповедника. Вып. 6. С. 326–333.

- Замалетдинов Р.И., Павлов А.В., Закс М.М., Иванов А.Ю., Ермаков О.А. 2015. Молекулярно-генетическая характеристика лягушек *Pelophylax esculentus* комплекса на восточной периферии ареала (Поволжье, Республика Татарстан) // Вестник Томского государственного университета. Биология. № 3(31). С. 54–66.
- Иванов А.Ю., Закс М.М., Кириленко О.Д., Ермаков О.А. 2016. Молекулярно-генетическая характеристика съедобной лягушки из Пензенской области // Актуальные вопросы современной зоологии и экологии животных: материалы Всероссийской научной конференции. Пенза: Издательство Пензенского государственного университета. С. 43.
- Корчагина Т.А., Гаранин В.И. 1996. К эколого-морфологической дифференциации зеленых лягушек Приказанья // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: Сборник научных трудов. Вып. 2. С. 28–30.
- Кревер В.Г., Стишов М.С., Онуфреня И.А. 2009. Особо охраняемые природные территории России: современное состояние и перспективы развития. Издательство «Орбис Пиктус». 455 с.
- Кривошеев В.А., Файзулин А.И. 2004. Состояние охраны бесхвостых земноводных (Ануга) Волжского бассейна // Известия Самарского научного центра РАН. Спец.выпуск «Природное наследие России». Ч. II. С. 334–339.
- Кузьмин С.Л. 1999. Земноводные бывшего СССР. М.: Товарищество научных изданий КМК. 298 с.
- Кузьмин С.Л. 2012. Земноводные бывшего СССР. Издание второе, переработанное. М.: Товарищество научных изданий КМК. 370 с.
- Лада Г.А. 1995. Среднеевропейские зеленые лягушки (гибридогенный комплекс *Rana esculenta*): введение в проблему // Флора и фауна Черноземья. Тамбов: Издательство Тамбовского государственного университета. С. 88–109.
- Лада Г.А. 2009. Амфибии и рептилии в российских заповедниках Восточно-европейской равнины // Биоразнообразие и роль особо охраняемых природных территорий в его сохранении. Тамбов. С. 227–231.
- Лада Г.А., Боркин Л.Я., Литвинчук С.Н., Розанов Ю.М. 2011. Типы популяционных систем зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) на территории Русской равнины // Вопросы герпетологии. Санкт-Петербург: Русская коллекция. С. 142–148.
- Павлов Д.С., Стриганова Б.Р., Букварева Е.Н., Дгебуадзе Ю.Ю. 2009. Сохранение биологического разнообразия как условие устойчивого развития. М.: ООО «Типография Левко»; Институт устойчивого развития / Центр экологической политики России. 84 с.
- Писанец Е.М. 2007. Амфибии Украины (справочник-определитель земноводных Украины и сопредельных территорий). Киев: Зоологический музей ННПМ НАН Украины. 312 с.
- Ручин А.Б., Рыжов М.К. 2006. Амфибии и рептилии Мордовии: видовое разнообразие, распространение, численность. Саранск: Издательство Мордовского университета. 160 с.
- Ручин А.Б., Боркин Л.Я., Лада Г.А., Литвинчук С.Н., Розанов Ю.М., Рыжов М.К. 2005а. История изучения и распространение зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) в Мордовии // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. Т. 110(1). С. 3–11.
- Ручин А.Б., Боркин Л.Я., Лада Г.А., Литвинчук С.Н., Розанов Ю.М., Рыжов М.К. 2005б. Морфологическая изменчивость, размер генома и популяционные системы зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) Мордовии // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. Т. 110(2). С. 3–10.
- Ручин А.Б., Лада Г.А., Боркин Л.Я., Литвинчук С.Н., Розанов Ю.М., Рыжов М.К., Замалетдинов Р.И. 2009. О биотопическом распределении трех видов зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) в бассейне р. Волги // Поволжский экологический журнал. №2. С. 137–147.
- Ручин А.Б., Боркин Л.Я., Лада Г.А., Литвинчук С.Н., Розанов Ю.М., Рыжов М.К. 2010. О фауне зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) Чувашии // Научные труды национального парка «Чаваш Вармане». Т. 3. Чебоксары: Новое время. С. 102–110.
- Свинин А.О., Литвинчук С.Н., Боркин Л.Я., Розанов Ю.М. 2013. Распространение и типы популяционных систем зеленых лягушек рода *Pelophylax* Fitzinger, 1843 в Республике Марий Эл // Современная герпетология. Т. 13(3/4). С. 137–147.
- Свинин А.О., Иванов А.Ю., Закс М.М., Литвинчук С.Н., Боркин Л.Я., Розанов Ю.М., Ермаков О.А. 2015. Распространение «западной» и «восточной» форм озерной лягушки, *Pelophylax ridibundus*, и их участие в образовании полуклональных гибридов *P. esculentus* в Республике Марий Эл // Современная герпетология. Т. 15(3–4). С. 120–129.
- Файзулин А.И. 2009. Земноводные в коллекции Института экологии Волжского бассейна РАН // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. Т. 18(1). С. 13–23.
- Файзулин А.И., Чихляев И.В. 2015. Видовой состав, оценка численности и распространение земноводных на территории заповедника «Присурский» и национального парка «Чаваш Вармане» // Научные труды государственного природного заповедника «Присурский». Т. 30(1). С. 256–258.
- Файзулин А.И., Чихляев И.В., Кузовенко А.Е. 2013. Амфибии Самарской области. Тольятти: Кассандра. 140 с.
- Файзулин А.И., Лада Г.А., Литвинчук С.Н., Корзинов В.А., Свинин А.О., Закс М.М., Иванов А.Ю., Розанов Ю.М., Кузовенко А.Е., Замалетдинов Р.И., Ермаков О.А. 2017. О распространении съедобной лягушки *Pelophylax esculentus* (Linnaeus, 1758) на территории Волжского бассейна // Вестник Тамбовского университета. Серия: Естественные и технические науки. Т. 22(5). С. 809–817.

- Цауне И.А., Боркин Л.Я. 1993. Новый вариант однополо-бисексуальных популяционных систем у европейских зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) // Гибридизация и проблема вида у позвоночных. Сборник трудов Зоологического музея Московского государственного университета. Т. 30. С. 34–52.
- Beebe T.J.C., Griffiths R.A. 2005. The amphibian decline crisis: a watershed for conservation biology // Biological Conservation. Vol. 125(3). P. 271–285. DOI: 10.1016/j.biocon.2005.04.009
- Berger L. 1968. Morphology of the F₁ generation of various crosses within *Rana esculenta* complex // Acta Zoologica Cracoviensia. №13. P. 301–324.
- Biriuk O.V., Shabanov D.A., Korshunov A.V., Borkin L.J., Lada G.A., Pasynkova R.A., Rosanov J.M., Litvinchuk S.N. 2016. Gamete production patterns and mating systems in water frogs of the hybridogenetic *Pelophylax esculentus* complex in north-eastern Ukraine // Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research. Vol. 54(3). P. 215–225. DOI: 10.1111/jzs.12132
- Blaustein A.R., Kiesecker J.M. 2002. Complexity in conservation: lessons from the global decline of amphibian populations // Ecology Letters. Vol. 5(4). P. 597–608. DOI: 10.1046/j.1461-0248.2002.00352.x
- Böhme G., Günther R. 1979. Osteological studies in the European water frogs *Rana ridibunda*, *Rana lessonae* und *Rana «esculenta»* (Anura, Ranidae) // Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin. Vol. 55(1). P. 203–215.
- Borkin L.J. 2016. Professor Leszek Berger and his influence on green frog studies in Russia, with my recollections // Impact of Professor Leszek Berger's Discoveries on the Development of Biological Sciences / L.W. Szajdak, J. Śmiełowski (Eds.). Poznań: Instytut Środowiska Rolniczego i Leśnego Polskiej Akademii Nauk. P. 51–88.
- Borkin L.J., Garanin W.I., Tichenko N.T., Zaune I.A. 1979. Some results in the green frog survey in the USSR // Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin. Vol. 55(1). P. 153–170.
- Borkin L.J., Tsaune I.A., Pikulik M.M., Sokolova T.M. 1986. Distribution and structure of the green frog complex in the USSR // Studies in Herpetology: Proceedings of the European Herpetological Meeting (3rd Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica) / Z. Roček (Ed.). Prague: Charles University. P. 675–678.
- Borkin L.J., Litvinchuk S.N., Mannapova E.I., Pestov M.V., Rosanov J.M. 2002. The distribution of green frogs (*Rana esculenta* complex) in Nizhny Novgorod Province, Central European Russia // Russian Journal of Herpetology. Vol. 9(3). P. 195–208.
- Christiansen D.G. 2009. Gamete types, sex determination and stable equilibria of all-hybrid populations of diploid and triploid edible frogs (*Pelophylax esculentus*) // BMC Evolutionary Biology. Vol. 9. P. 135. DOI: 10.1186/1471-2148-9-135
- Dedukh D., Litvinchuk S., Rosanov J., Mazepa G., Saifitdinova A., Shabanov D., Krasikova A. 2015. Optional endoreplication and selective elimination of parental genomes during oogenesis in diploid and triploid hybrid European water frogs // PLoS ONE. Vol. 10(4). P. e0123304. DOI: 10.1371/journal.pone.0123304
- Doležalková-Kaštánková M., Pruvost N.B.M., Plötner J., Reyer H.-U., Janko K., Choleva L. 2018. All-male hybrids of a tetrapod *Pelophylax esculentus* share its origin and genetics of maintenance // Biology of Sex Differences. Vol. 9. P. 13. DOI: 10.1186/s13293-018-0172-z
- Dubois A., Günther R. 1982. Klepton and synklepton: two new evolutionary systematics categories in zoology // Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Systematik, Ökologie und Geographie der Tiere. Vol. 109(2). P. 290–305.
- Garanin V.I. 2000. The distribution of amphibians in the Volga-Kama region // Advances in Amphibian Research in the Former Soviet Union / L.S. Kuzmin, N. Atkinson (Eds.). Vol. 5. P. 79–132.
- Günther R. 1990. Die Wasserfrösche Europas (Anura – Forschulurche). Wittenberg-Lutherstadt: A. Ziemsen Verlag. 288 p. (Die Neue Brehm-Bücherei, Vol. 600).
- Hauswaldt J.S., Höer M., Ogielska M., Christiansen D.G., Dziewulska-Szwajkowska D., Czernicka E., Vences M. 2012. A simplified molecular method for distinguishing among species and ploidy levels in European water frogs (*Pelophylax*) // Molecular Ecology Resources. Vol. 12(5). P. 797–805. DOI: 10.1111/j.1755-0998.2012.03160.x
- Hoffmann A., Plötner J., Pruvost N.B., Christiansen D.G., Röthlisberger S., Choleva L., Mikuliček P., Cogălniceanu D., Sas-Kovács I., Shabanov D., Morozov-Leonov D., Reyer H.-U. 2015. Genetic diversity and distribution patterns of diploid and polyploid hybrid water frog populations (*Pelophylax esculentus* Complex) across Europe // Molecular Ecology. Vol. 24(17). P. 4371–4391. DOI: 10.1111/mec.13325
- Hotz H., Guex G.-D., Beerli P., Semlitsch R.D., Pruvost N.B.M. 2008. Hemiclone diversity in the hybridogenetic frog *Rana esculenta* outside the area of clone formation: the view from protein electrophoresis // Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research. Vol. 46(1). P. 56–62. DOI: 10.1111/j.1439-0469.2007.00430.x
- Lada G.A., Borkin L.J., Vinogradov A.E. 1995. Distribution, population systems and reproductive behavior of green frogs (hybridogenetic *Rana esculenta* complex) in the Central Chernozem territory of Russia // Russian Journal of Herpetology. Vol. 2(1). P. 46–57.
- Litvinchuk S.N., Rosanov J.M., Borkin L.J., Litvinchuk Y.S. 2015. Distribution and population systems of green frogs (*Pelophylax esculentus* complex) in Kaliningrad oblast', Russia (Baltic Sea region) // Russian Journal of Herpetology. Vol. 22(3). P. 188–196.
- Margules C.R., Pressey R.L. 2000. Systematic conservation planning // Nature. Vol. 405(6783). P. 243–253. DOI: 10.1038/35012251

- Okulova N.M., Borkin L.Y., Bogdanov A.S., Guseva A.Y. 1997. The green frogs in Ivanovo Province // *Advances in Amphibian Research in the Former Soviet Union / S.L. Kuzmin, C.K. Dodd (Eds.). Vol. 2. P. 71–94.*
- Pestov M.V., Mannapova E.I., Lebedinsky A.A., Pigeeva Y.A. 2000. The distribution of amphibians in the Nizhegorodskaya Province // *Advances in Amphibian Research in the Former Soviet Union / L.S. Kuzmin, N. Atkinson (Eds.). Vol. 5. P. 133–139.*
- Plötner J. 2005. Die westpaläarktischen Wasserfrösche: von Märtyren der Wissenschaft zur biologischen Sensation. Bielefeld: Laurenti-Verlag. 160 p. (Beiheft der Zeitschrift für Feldherpetologie 9).
- Plötner J., Ohst T., Böhme W., Schreiber R. 2001. Divergence in mitochondrial DNA of Near Eastern water frogs with special reference to the systematic status of Cypriote and Anatolian populations (Anura, Ranidae) // *Amphibia-Reptilia*. Vol. 22(4). P. 397–412. DOI: 10.1163/15685380152770363
- Pruvost N.B.M., Hoffmann A., Reyer H.-U. 2013. Gamete production patterns, ploidy, and population genetics reveal evolutionary significant units in hybrid water frogs (*Pelophylax esculentus*) // *Ecology and Evolution*. Vol. 3(9). P. 2933–2946. DOI: 10.1002/ece3.687
- Vinogradov A.E., Borkin L.J., Günther R., Rosanov J.M. 1990. Genome elimination in diploid and triploid *Rana esculenta* males: cytological evidence from DNA flow cytometry // *Genome*. Vol. 33(5). P. 619–627. DOI: 10.1139/g90-092
- Biriuk O.V., Shabanov D.A., Korshunov A.V., Borkin L.J., Lada G.A., Pasynkova R.A., Rosanov J.M., Litvinchuk S.N. 2016. Gamete production patterns and mating systems in water frogs of the hybridogenetic *Pelophylax esculentus* complex in north-eastern Ukraine. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 54(3): 215–225. DOI: 10.1111/jzs.12132
- Blaustein A.R., Kiesecker J.M. 2002. Complexity in conservation: lessons from the global decline of amphibian populations. *Ecology Letters* 5(4): 597–608. DOI: 10.1046/j.1461-0248.2002.00352.x
- Böhme G., Günther R. 1979. Osteological studies in the European water frogs *Rana ridibunda*, *Rana lessonae* und *Rana «esculenta»* (Anura, Ranidae). *Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin* 55(1): 203–215.
- Borisovsky A.G., Borkin L.J., Litvinchuk S.N., Rosanov J.M. 2000. Morphometric characteristics of green frogs (*Rana esculenta* complex) in Udmurtia. *Bulletin of Udmurt University* 5: 70–75. [In Russian]
- Borisovsky A.G., Borkin L.J., Litvinchuk S.N., Rosanov J.M. 2001. Distribution of green frogs (*Rana esculenta* complex) in Udmurtia. *Bulletin of Udmurt University* 5: 51–63. [In Russian]
- Borkin L.J. 2016. Professor Leszek Berger and his influence on green frog studies in Russia, with my recollections. In: L.W. Szajdak, J. Śmiełowski (Eds.): *Impact of professor Leszek Berger's discoveries on the development of biological sciences*. Poznań: Instytut Środowiska Rolniczego i Leśnego Polskiej Akademii Nauk. P. 51–88.
- Borkin L.J., Garanin W.I., Tichenko N.T., Zaune I.A. 1979. Some results in the green frog survey in the USSR. *Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin* 55(1): 153–170.
- Borkin L.J., Tsaune I.A., Pikulik M.M., Sokolova T.M. 1986. Distribution and structure of the green frog complex in the USSR. In: Z. Roček (Ed.): *Studies in Herpetology. Proceedings of the European Herpetological Meeting (3rd Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica)*. Prague: Charles University. P. 675–678.
- Borkin L.J., Darevsky I.S. 1987. List of amphibians and reptiles of fauna of USSR. In: *Amphibians and Reptiles of Protected Areas*. Moscow. P. 128–141. [In Russian]
- Borkin L.J., Krever V.G. 1987. Protection of amphibians and reptiles in nature reserves of the Russian SFSR. In: *Amphibians and Reptiles of Protected Areas*. Moscow. P. 39–53. [In Russian]
- Borkin L.J., Vinogradov A.E., Rosanov J.M., Tsaune I.A. 1987. Hemiclonal inheritance in hybridogenous complex of *Rana esculenta*: evidence from flow DNA cytometry. *Proceedings of AS USSR* 295(5): 1261–1264. [In Russian]
- Borkin L.J., Litvinchuk S.N., Mannapova E.I., Pestov M.V., Rosanov J.M. 2002. The distribution of green frogs (*Rana esculenta* complex) in Nizhny Novgorod

References

- Aleksandrovskaya T.O. 1976. A contribution to the taxonomy of green frogs of the Moscow Province. *Zoologicheskii Zhurnal* 55(9): 1362–1367. [In Russian]
- Ananjeva N.B., Borkin L.J., Darevsky I.S., Orlov N.L. 1998. Amphibians and reptiles. In: *Encyclopedia of Russian Nature*. Moscow: ABF. 576 p. [In Russian]
- Bakiev A.G., Fayzulin A.I. 2002. Materials to cadastre of amphibians and reptiles of Samara region. In: *Materials to cadastre of amphibians and reptiles of the Middle Volga river basin*. Nizhniy Novgorod: Mezhdunarodnyi Sotsialno-ekonomicheskii Soyuz. P. 97–132. [In Russian]
- Bakiev A.G., Fayzulin A.I., Vekhnin V.P. 2003. Lower vertebrates (amphibians and reptiles) of the Zhiguli State Nature Reserve. *Bulleten Samarskaya Luka* 13: 238–276. [In Russian]
- Beebee T.J.C., Griffiths R.A. 2005. The amphibian decline crisis: a watershed for conservation biology. *Biological Conservation* 125(3): 271–285. DOI: 10.1016/j.biocon.2005.04.009
- Berger L. 1968. Morphology of the F₁ generation of various crosses within *Rana esculenta* complex. *Acta Zoologica Cracoviensia* 13: 301–324.
- Berger L. 1976. Is frog *Rana esculenta* L. a normal hybrid? *Ekologiya* 2: 37–43. [In Russian]

- Province, Central European Russia. *Russian Journal of Herpetology* 9(3): 195–208.
- Borkin L.J., Litvinchuk S.N., Rosanov J.M., Lada G.A., Ruchin A.B., Fayzulin A.I., Zamaletdinov R.I. 2003. Hybridogenetic complex *Rana esculenta*: would exist «Volga paradox»? In: *Materials of the Third conference of Volga herpetologists*. Togliatti. P. 7–12. [In Russian]
- Christiansen D.G. 2009. Gamete types, sex determination and stable equilibria of all-hybrid populations of diploid and triploid edible frogs (*Pelophylax esculentus*). *BMC Evolutionary Biology* 9: 135. DOI: 10.1186/1471-2148-9-135
- Dedukh D., Litvinchuk S., Rosanov J., Mazepa G., Saifitdinova A., Shabanov D., Krasikova A. 2015. Optional endoreplication and selective elimination of parental genomes during oogenesis in diploid and triploid hybrid European water frogs. *PLoS ONE* 10(4): e0123304. DOI: 10.1371/journal.pone.0123304
- Doležalková-Kašánková M., Pruvost N.B.M., Plötner J., Reyer H.-U., Janko K., Choleva L. 2018. All-male hybrids of a tetrapod *Pelophylax esculentus* share its origin and genetics of maintenance. *Biology of Sex Differences* 9: 13. DOI: 10.1186/s13293-018-0172-z
- Dubois A., Günther R. 1982. Klepton and synklepton: two new evolutionary systematics categories in zoology. *Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Systematik, Ökologie und Geographie der Tiere* 109(2): 290–305.
- Ermakov O.A., Zaks M.M., Titov S.V. 2013. Diagnostics and distribution of «western» and «eastern» forms of the marsh frog *Pelophylax ridibundus* s. l. in the Penza Province (on data of analysis of mtDNA cytochrome oxidase gene). *Tambov University Reports. Series: Natural and Technical Sciences* 18(6): 2999–3002. [In Russian]
- Ermakov O.A., Fayzulin A.I., Zaks M.M., Kaybeleva E.I., Zaripova F.F. 2014. Distribution of «western» and «eastern» forms of the marsh frog *Pelophylax ridibundus* s. l. in the Samara and Saratov regions (on data of analysis of mtDNA and nDNA). *Proceedings of Samara Scientific Centre of RAS* 16(5-1): 409–412. [In Russian]
- Fayzulin A.I. 2009. Amphibians in collections of Institute of Ecology of Volga River Basin RAS. *Samarskaya Luka: Problems of Regional and Global Ecology* 18(1): 13–23. [In Russian]
- Fayzulin A.I., Chikhlyayev I.V. 2015. Species composition, calculation of abundance and distribution of amphibians in the territory of the State Nature Reserve «Prisurskiy» and National Park «Chavash Varmane». *Proceedings of the State Nature Reserve «Prisurskiy»* 30(1): 256–258. [In Russian]
- Fayzulin A.I., Chikhlyayev I.V., Kuzovenko A.E. 2013. *Amphibians of Samara region*. Togliatti: Cassandra. 140 p. [In Russian]
- Fayzulin A.I., Lada G.A., Litvinchuk S.N., Korzikov V.A., Svinin A.O., Zaks M.M., Rosanov Y.M., Kuzovenko A.E., Zamaletdinov R.I., Ermakov O.A. 2017. On distribution of the edible frog *Pelophylax esculentus* (Linnaeus, 1758) on the territory of the Volga river basin. *Tambov University Reports. Series: Natural and Technical Sciences* 22(5): 809–817. [In Russian]
- Galeeva D.N., Garanin V.I., Zamaletdinov R.I., Pavlov A.V. 2002. Materials to cadastre of amphibians and reptiles of Republic of Tatarstan. In: *Materials to cadastre of amphibians and reptiles of the Middle Volga river basin*. Nizhny Novgorod: Mezhdunarodnyi Sotsial'no-ekonomicheskiy Soyuz. P. 186–221. [In Russian]
- Garanin V.I. 1983. *Amphibians and Reptiles of Volga-Kama Region*. Moscow: Nauka. 175 p. [In Russian]
- Garanin V.I. 2000. The distribution of amphibians in the Volga-Kama Region. In: L.S. Kuzmin, N. Atkinson (Eds.): *Advances in Amphibian Research in the Former Soviet Union* 5: 79–132.
- Garanin V.I., Darevsky I.S. 1987. Programme of study of amphibians and reptiles in state nature reserves. In: *Amphibians and Reptiles of Protected Areas*. Moscow. P. 5–8. [In Russian]
- Günther R. 1990. *Die Wasserfrösche Europas (Anura – Froschlurche)*. Wittenberg-Lutherstadt: A. Ziemsen Verlag. 288 p. (Die Neue Brehm-Bücherei, Vol. 600).
- Hauswaldt J.S., Höer M., Ogielska M., Christiansen D.G., Dziewulska-Szwajkowska D., Czernicka E., Vences M. 2012. A simplified molecular method for distinguishing among species and ploidy levels in European water frogs (*Pelophylax*). *Molecular Ecology Resources* 12(5): 797–805. DOI: 10.1111/j.1755-0998.2012.03160.x
- Hoffmann A., Plötner J., Pruvost N.B., Christiansen D.G., Röthlisberger S., Choleva L., Mikuliček P., Cogălniceanu D., Sas-Kovács I., Shabanov D., Morozov-Leonov D., Reyer H.-U. 2015. Genetic diversity and distribution patterns of diploid and polyploid hybrid water frog populations (*Pelophylax esculentus* complex) across Europe. *Molecular Ecology* 24(17): 4371–4391. DOI: 10.1111/mec.13325
- Hotz H., Guex G.-D., Beerli P., Semlitsch R.D., Pruvost N.B.M. 2008. Hemiclone diversity in the hybridogenetic frog *Rana esculenta* outside the area of clone formation: the view from protein electrophoresis. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 46(1): 56–62. DOI: 10.1111/j.1439-0469.2007.00430.x
- Ivanov A.Yu., Zaks M.M., Kirilenko O.D., Ermakov O.A. 2016. Molecular and genetic characteristic of the edible frogs from Penza Region. In: *Actual issues of modern zoology and animal ecology*. Penza: Penza State University. P. 43. [In Russian]
- Korchagina T.A., Garanin V.I. 1996. To ecological and morphological differentiation in green frogs from the vicinities of Kazan City. In: *Actual Problems of Herpetology and Toxinology*. Vol. 2. Togliatti. P. 28–30. [In Russian]
- Krever V.G., Stishov M.S., Onufrenya I.A. 2009. *Protected Areas of Russia: Modern State and Perspectives of Development*. Moscow: Orbis Pictus. 455 p. [In Russian]
- Krivosheev V.A., Fayzulin A.I. 2004. State of protection of anurans in the Volga river basin. *Proceedings of Samara*

- Scientific Centre of RAS Special issue «Natural heritage of Russia». Part 2. P. 334–339. [In Russian]
- Kuzmin S.L. 1999. *Amphibians of the Former USSR*. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. 298 p. [In Russian]
- Kuzmin S.L. 2012. *Amphibians of the Former USSR. 2nd ed.* Moscow: KMK Scientific Press Ltd. 370 p. [In Russian]
- Lada G.A. 1995. Middle-European green frogs (*Rana esculenta* hybridogenetic complex): introduction to the problem. In: *Flora and fauna of Chernozem Region*. Tambov: Tambov State University. P. 88–109. [In Russian]
- Lada G.A. 2009. Amphibians and reptiles in Russian state nature reserves in the East-European plain. In: *Biodiversity and impact of protected areas in its conservation*. Tambov. P. 227–231. [In Russian]
- Lada G.A., Borkin L.J., Vinogradov A.E. 1995. Distribution, population systems and reproductive behavior of green frogs (hybridogenetic *Rana esculenta* complex) in the Central Chernozem territory of Russia. *Russian Journal of Herpetology* 2(1): 46–57.
- Lada G.A., Borkin L.J., Litvinchuk S.N., Rosanov J.M. 2011. Types of population systems of green frogs (*Rana esculenta* complex) in the territory of the Russian Plain. In: *Problems of Herpetology*. St. Petersburg. P. 142–148. [In Russian]
- Litvinchuk S.N., Rosanov J.M., Borkin L.J., Litvinchuk Y.S. 2015. Distribution and population systems of green frogs (*Pelophylax esculentus* complex) in Kaliningrad oblast', Russia (Baltic Sea region). *Russian Journal of Herpetology* 22(3): 188–196.
- Margules C.R., Pressey R.L. 2000. Systematic conservation planning. *Nature* 405(6783): 243–253. DOI: 10.1038/35012251
- Okulova N.M., Borkin L.Y., Bogdanov A.S., Guseva A.Y. 1997. The green frogs in Ivanovo Province. In: S.L. Kuzmin, C.K. Dodd (Eds.): *Advances in Amphibian Research in the Former Soviet Union* 2: 71–94.
- Pavlov D.S., Striganova B.R., Bukhareva E.N., Dgebuadze Yu.Yu. 2009. *Conservation of biological diversity as a condition for stable development*. Moscow: Publisher «Levko»; Institute for Sustainable Development / Centre for Environmental Policy of Russia. 84 p. [In Russian]
- Pestov M.V., Mannapova E.I., Lebedinsky A.A., Pigeeva Y.A. 2000. The distribution of amphibians in the Nizhegorodskaya Province. In: L.S. Kuzmin, N. Atkinson (Eds.): *Advances in Amphibian Research in the Former Soviet Union* 5: 133–139.
- Pisanets E.M. 2007. *Amphibians of Ukraine*. Kiev. 312 p. [In Russian]
- Plötner J. 2005. *Die westpaläarktischen Wasserfrösche: von Märtyren der Wissenschaft zur biologischen Sensation*. Bielefeld: Laurenti-Verlag. 160 p. (Beiheft der Zeitschrift für Feldherpetologie 9).
- Plötner J., Ohst T., Böhme W., Schreiber R. 2001. Divergence in mitochondrial DNA of Near Eastern water frogs with special reference to the systematic status of Cypriote and Anatolian populations (Anura, Ranidae). *Amphibia-Reptilia* 22: 397–412. DOI: 10.1163/15685380152770363
- Pravost N.B.M., Hoffmann A., Reyer H.-U. 2013. Gamete production patterns, ploidy, and population genetics reveal evolutionary significant units in hybrid water frogs (*Pelophylax esculentus*). *Ecology and Evolution* 3(9): 2933–2946. DOI: 10.1002/ece3.687
- Ruchin A.B., Ryzhov M.K. 2006. *Amphibians and reptiles of the Republic of Mordovia: species diversity, distribution, abundance*. Saransk: Mordovia State University. 160 p. [In Russian]
- Ruchin A.B., Borkin L.J., Lada G.A., Litvinchuk S.N., Rosanov Yu.M., Ryzhov M.K. 2005a. History of studies and distribution of the green frogs (*Rana esculenta* complex) in Mordovia. *Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological Series* 110(1): 3–11. [In Russian]
- Ruchin A.B., Borkin L.J., Lada G.A., Litvinchuk S.N., Rosanov Yu.M., Ryzhov M.K. 2005b. Morphological variation, genome size and population systems of the green frogs (*Rana esculenta* complex) of Mordovia. *Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological Series* 110(2): 3–10. [In Russian]
- Ruchin A.B., Lada G.A., Borkin L.J., Litvinchuk S.N., Rosanov J.M., Ryzhov M.K., Zamaletdinov R.I. 2009. On habitat distribution of three green frog species of the *Rana esculenta* complex in the Volga river basin. *Povolzhskiy Journal of Ecology* 2: 137–147 [In Russian]
- Ruchin A.B., Borkin L.J., Lada G.A., Litvinchuk S.N., Rosanov J.M., Ryzhov M.K. 2010. On fauna of green frogs (*Rana esculenta* complex) in Chuvashia. *Proceedings of the National Park «Chavash Varmane»* 3: 102–110. [In Russian]
- Svinin A.O., Litvinchuk S.N., Borkin L.J., Rosanov J.M. 2013. Distribution and population system types of green frogs (*Pelophylax* Fitzinger, 1843) in Mari El Republic. *Current Studies in Herpetology* 13(3/4): 137–147. [In Russian]
- Svinin A.O., Ivanov A.Yu., Zaks M.M., Litvinchuk S.N., Borkin L.J., Rosanov J.M., Ermakov O.A. 2015. Distribution of the «eastern» and «western» forms of the marsh frog, *Pelophylax ridibundus*, and their participation in the origin of hemiclinal hybrids, *P. esculentus* in Mari El Republic. *Current Studies in Herpetology* 15(3/4): 120–129. [In Russian]
- Tsaune I.A., Borkin L.J. 1993. New variant of uni-bisexual population systems in European green frogs (*Rana esculenta* complex). In: *Hybridization and species problem in vertebrates*. Moscow. P. 34–52. [In Russian]
- Vinogradov A.E., Borkin L.J., Günther R., Rosanov J.M. 1990. Genome elimination in diploid and triploid *Rana esculenta* males: cytological evidence from DNA flow cytometry. *Genome* 33(5): 619–627. DOI: 10.1139/g90-092
- Zaks M.M., Ryzhov M.K., Ermakov O.A. 2011. The edible frog (*Rana esculenta* L., 1758) in Chuvashiya: the bioacoustic data. In: *Problems of Herpetology*. St. Petersburg: Russkaya Kolleksiya. P. 93–96. [In Russian]

Zaks M.M., Bystrakova N.V., Ermakov O.A., Titov S.V. 2013. Molecular-genetic and morphological characteristics of the marsh frogs (*Pelophylax ridibundus*) from the Penza region. In: *Modern Herpetology: problems and ways for their solutions. The First International conference of the young herpetologists of Russia and neighboring countries (25–27 November 2013)*. St. Petersburg. P. 86–89. [In Russian]

Zamaletdinov R.I., Borkin L.J., Litvinchuk S.N., Rosanov J.M. 2005. On the green frogs complex structure in

the Raifa area of the Volzhsko-Kamsky State Nature Reserve. *Proceedings of the Volzhsko-Kamsky State Nature Reserve* 6: 326–333. [In Russian]

Zamaletdinov R.I., Pavlov A.V., Zaks M.M., Ivanov A.Y., Ermakov O.A. 2015. Molecular-genetic characteristic of *Pelophylax esculentus* complex from the eastern range of distribution (Volga region, Tatarstan Republic). *Tomsk State University Journal of Biology* 3(31): 54–66. [In Russian]

Приложение. Исследованные географические пункты заповедников и национальных парков Среднего Поволжья.

Appendix. List of localities studied in Protected Areas of the Middle Volga Region.

Мордовский государственный природный заповедник имени П.Г. Смидовича (Республика Мордовия): 1 – пос. Пушта (54.716° с.ш., 43.226° в.д.), 2 – Инорский кордон (54.727° с.ш., 43.150° в.д.), 3 – Жегаловский кордон (54.778° с.ш., 43.362° в.д.), 4 – Дрожженовский кордон (54.734° с.ш., 43.310° в.д.), 5 – с. Сосновка (54.710° с.ш., 43.291° в.д.), 6 – дер. Русское Кареево (54.696° с.ш., 43.230° в.д.), 7 – пойма р. Мокша в 2.5 км северо-западнее кордона Инорский (54.734° с.ш., 43.113° в.д.).

Государственный природный заповедник «Присурский» (Республика Чувашия): 8 – Карьер в окрестностях пос. Атрать, 41 кв. (54.996° с.ш., 46.740° в.д.), 9 – пос. Атрать (55.020° с.ш., 46.680° в.д.), 10 – с. Атрать (55.006° с.ш., 46.674° в.д.).

Волжско-Камский государственный природный биосферный заповедник (Республика Татарстан): 11 – Круглое озеро (55.900° с.ш., 48.752° в.д.), 12 – Раифское озеро (55.909° с.ш., 48.728° в.д.), 13 – озеро Шатуниха (55.929° с.ш., 48.773° в.д.), 14 – участок «Саралы» (55.275° с.ш., 49.255° в.д.), 15 – с. Большие Ключи (55.984° с.ш., 48.795° в.д.).

Жигулевский государственный природный биосферный заповедник имени И.И. Спрыгина (Самарская область): 16 – Стрельные озера (53.419° с.ш., 49.768° в.д.), 17 – пос. Бахилова Поляна, берег Саратовского водохранилища (53.438° с.ш., 49.657° в.д.).

Государственный природный заповедник «Приволжская лесостепь» (Пензенская область): 18 – окрестности с. Старое Шатино (52.918° с.ш., 46.265° в.д.), 19 – окрестности с. Верхозим (52.920° с.ш., 46.350° в.д.), 20 – участок «Верховья Суры», окрестности с. Явлейка (53.276° с.ш., 46.834° в.д.), 21 – участок «Островцовская лесостепь» (52.821° с.ш., 44.446° в.д.), 22 – участок «Борок» (52.933° с.ш., 46.297° в.д.).

Национальный парк «Смольный» (Республика Мордовия): 23 – пос. Лесной (54.460° с.ш., 42.710° в.д.), 24 – пос. Смольный (54.723° с.ш., 45.284° в.д.).

Национальный парк «Чаваш Вармане» (Республика Чувашия): 25 – урочище Большая Поляна (54.839° с.ш., 47.032° в.д.), 26 – с. Асаново (55.350° с.ш., 47.400° в.д.), 27 – кордон Медведевский (54.810° с.ш., 47.368° в.д.).

Национальный парк «Самарская Лука» (Самарская область): 28 – Шелехметь (53.250° с.ш., 49.870° в.д.), 29 – Клюквенное озеро (53.246° с.ш., 49.853° в.д.), 30 – Гудронные озера (53.387° с.ш., 49.768° в.д.), 31 – с. Мордово (53.176° с.ш., 49.435° в.д.), 32 – г. Жигулевск (53.367° с.ш., 49.495° в.д.), 33 – с. Сосновый Солонец (53.280° с.ш., 49.513° в.д.), 34 – с. Ширяево (53.420° с.ш., 50.018° в.д.), 35 – с. Торновое (53.273° с.ш., 49.940° в.д.), 36 – с. Жигули (53.346° с.ш., 49.282° в.д.), 37 – с. Подгоры (53.327° с.ш., 50.118° в.д.).

Национальный парк «Бузулукский бор» (Самарская и Оренбургская области): 38 – пос. Скипидарный (53.020° с.ш., 51.870° в.д.), 39 – с. Колтубанка (52.918° с.ш., 51.932° в.д.).

SPECIES COMPOSITION AND DISTRIBUTIONAL PECULIARITIES OF GREEN FROGS (*PELOPHYLAX ESCULENTUS* COMPLEX) IN PROTECTED AREAS OF THE MIDDLE VOLGA REGION (RUSSIA)

Alexander I. Fayzulin¹, Renat I. Zamaletdinov², Spartak N. Litvinchuk³,
Juriy M. Rosanov³, Leo J. Borkin⁴, Oleg A. Ermakov⁵, Alexander B. Ruchin⁶,
Georgiy A. Lada⁷, Anton O. Svinin⁸, Ivan V. Bashinsky⁹, Igor V. Chikhlyayev¹

¹*Institute of Ecology of the Volga River Basin of RAS, Russia*

e-mail: alexandr-faizulin@yandex.ru

²*Kazan Federal University, Russia*

e-mail: i.ricinus@rambler.ru

³*Institute of Cytology RAS, Russia*

e-mail: litvinchukspartak@yandex.ru

⁴*Zoological Institute RAS, Russia*

e-mail: leo.borkin@zin.ru

⁵*Penza State University, Russia*

e-mail: oaermakov@list.ru

⁶*Joint Directorate of the Mordovia State Nature Reserve and National Park «Smolny», Russia*

e-mail: sasha_ruchin@rambler.ru

⁷*G.R. Derzhavin Tambov State University, Russia*

e-mail: esculenta@mail.ru

⁸*Mari State University, Russia*

e-mail: ranaesc@gmail.com

⁹*A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russia*

e-mail: ivbash@mail.ru

A high level of biological diversity, including amphibians, is characteristic for Protected Areas. The group of the European green frogs has a special interest because they are characterised by unique genetic and ecological interactions in the process of hybridogenic reproduction. In 2000–2018 in the Middle Volga Region we studied green frogs in five nature reserves (Mordovia State Nature Reserve, State Nature Reserve «Prisurskiy», Volzhsko-Kamskiy State Nature Biosphere Reserve, Zhiguli State Nature Biosphere Reserve, and State Nature Reserve «Privolzhskaya lesostep'») and four national parks (National Park «Smolny», National Park «Chavash Varmane», National Park «Samarskaya Luka», and National Park «Buzulukskiy Bor»). These Protected Areas are located in a zone of overlap of ranges of *Pelophylax lessonae* and *P. ridibundus*, i.e. in area of potential spread of their meroclonal hybrid *P. esculentus*. *Pelophylax ridibundus* inhabits eight studied Protected Areas, while *P. lessonae* has been registered in seven and *P. esculentus* only in five of them. Two molecular-genetic markers were used in the study: mitochondrial COI and nuclear SAI-1. Mitotypes and alleles of two cryptic forms of *P. ridibundus* were revealed here, a «western» (*P. ridibundus*) and «eastern» (*P. cf. bedriagae*). In the Protected Areas we found four (of six which are possible) combinations of mitotypes of mitochondrial DNA and alleles of nuclear DNA of these two forms, and only one combination in *P. esculentus*. Six types of population systems of green frogs are presented in the studied Protected Areas. Single-species systems, including *P. ridibundus* (n = 16; 41.0%) or *P. lessonae* (n = 10; 25.6%), predominated. Among mixed systems a type including all three species was most common (n = 6; 15.4%). Two-species systems were the rarest: *P. ridibundus* and *P. lessonae* (n = 3; 7.7%), *P. esculentus* and *P. lessonae* (n = 3; 7.7%), *P. ridibundus* and *P. esculentus* (n = 1; 2.6%).

Key words: National Park, *Pelophylax ridibundus*, *Pelophylax lessonae*, *Pelophylax esculentus*, State Nature Reserve